Die Trichterwarzen der Liparidenlarven.

(Kapitel II. bis V).

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT
ZU BERLIN

ACAD. LANDWIRT. BERL.

VON

BERTHOLD KLATT
AUS BERLIN.

Tag der Promotion: 16. Mai 1908.

172

Referenten:

Professor Dr. F. E. Schulze

† Professor K. Möbius

Mit Genehmigung der hohen Fakultät kommt hier nur ein Teil der ganzen Arbeit zum Abdruck. Die vollständige Arbeit mit den beiden hier noch fehlenden Kapiteln „Technik" und „Kritische Zusammenstellung der bisherigen Arbeiten" wird zusammen mit den Text- und Tafelzeichnungen in einer wissenschaftlichen Zeitschrift erscheinen.

Dissertationen-Verlag Carl Arnold, Berlin-Wilmersdorf, Hohenzollerndamm 3.

1908.

Meinen Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533914_0160

Die Trichterwarzen der Liparidenlarven.

Die Larven der zur Unterordnung der Bombycina gehörigen Schmetterlingsfamilie der Liparidae sind vor den Raupen der übrigen Familien ausgezeichnet durch ein gemeinsames Merkmal, nämlich durch den Besitz der sogenannten „Trichterwarzen". Es sind dies zwei kleine meist auffallend gefärbte Erhebungen, die mitten auf der Dorsalseite des 9. und 10. Körpersegments gelegen sind. In der Mitte jeder Warze findet sich eine trichterförmige Vertiefung, eine Einstülpung der Warzenoberfläche in das Körperinnere. Auf Reiz werden diese Einsenkungen handschuhfingerförmig nach aussen vorgestülpt, so dass sie dann den Anblick eines kleinen an der Spitze abgestumpften Kegels gewähren. Man hält diese Warzen allgemein für Trutz- oder Abwehrorgane, und ich möchte gleich hier bemerken, dass auch meine Untersuchungen mich zu derselben Auffassung geführt haben.

In der älteren Litteratur finden sich über diese Organe hie und da einige kurze Mitteilungen, die jedoch hauptsächlich rein systematischen Zwecken dienen. Die wenigen neueren Arbeiten, die über dieses Thema handeln, beschäftigen sich fast ausschliesslich mit der Cytologie der unten näher beschriebenen Riesenzellen, die sich am Grunde der trichterförmigen Einsenkung vorfinden. Es fehlt somit an einer Untersuchung, die die Warze als selbständiges Organ eingehend betrachtet. Aus diesem Grunde, und weil ich zudem in vielen Punkten zu ganz anderen Resultaten gelangt bin als meine Vorgänger, werde ich meine eigenen Untersuchungen und Ansichten über diese Organe im folgenden als eine in sich geschlossene Arbeit zuerst zur Darstellung bringen und die mit den andern Autoren bestehenden Widersprüche erst zum Schluss erörtern.

Von den in Deutschland heimischen Vertretern der Familie untersuchte ich folgende Arten: Stilpnotia salicis, Hypogymna morio, Lymantria monacha, Lymantria dispar, Orgyia antiqua, Euproctis chrysorrhoea und Porthesia similis.

Bevor ich meine Untersuchungen hier folgen lasse, möchte ich nicht verfehlen, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. F. E. Schulze für die gütige Ueberlassung eines freien Arbeitsplatzes im hiesigen Institut und ihm sowohl wie Herrn Privatdocenten Dr. Deegener für das wohlwollende Interesse, das sie an meiner Arbeit genommen haben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

II. Anatomie und Physiologie der Warzenorgane.

Nach der äusseren, rein morphologischen Betrachtung lassen sich bei den untersuchten Arten zwei Typen der Warzen unterscheiden. Bei der einen Gruppe, der Hypogymna und Stilpnotia angehören, ist die Warze oval geformt. Der längere Durchmesser des Ovals liegt in der Transversalebene, der kleinere in der Sagittalebene des Tieres. Bei den übrigen Arten ist die Warze kreisrund. Die Warzen von Hypogymna und Stilpnotia fallen wenig auf, da sie bräunlich gefärbt sind wie die übrige dorsale Haut. Bei den übrigen Arten hebt sich die Warze durch ihre leuchtend rote Farbe deutlich von dem meist dunkel gefärbten Rücken ab. Nur bei Tieren, die in Häutung begriffen sind, ist die Farbe dunkler und trübe.

Der erhabene Teil der Warze, der „Warzenwall", wie ich ihn im folgenden immer bezeichnen werde, wird nur gebildet aus der Hypodermis und der zugehörigen Chitinschicht. Er ist bei Hypogymna und Stilpnotia nicht besonders abgesteift und fest, sondern ebenso weich und biegsam, wie die übrige Haut der Dorsalseite. Daher wird er durch die Muskelwirkung zuweilen bei der Fixation in das Körperinnere hineingezogen, so dass die Warze auf Schnitten dann gar nicht mehr als Erhebung kenntlich ist. Im Gegensatz zu dieser primitiveren Form zeigt der andere Typus die Warze in besserer Ausbildung. Das Chitin des Walles ist hier bedeutend fester als an der übrigen dorsalen Haut. Daher ist der Wall hier nicht mehr eine blosse Hautfalte von mehr oder minder unbestimmter Gestalt, sondern er hat eine bestimmte unveränderliche Form angenommen, und zwar die Form eines Ringes, dessen Kanten ein wenig nach aussen umgebogen sind.

Der eingesenkte Teil der Warze, den ich als „Warzensack" bezeichne, besteht gleichfalls nur aus der Hypodermis und der zugehörigen Chitinschicht. Er stellt, genetisch betrachtet, die bedeutend vergrösserte und daher ins Körperinnere hineinverlagerte Oberfläche der Warze dar. Er ist ebenso, nur etwas heller gefärbt als der zugehörige Warzenwall. Die Hautpartie, die ihn bildet, ist bei allen Arten biegsam und sehr nachgiebig, wie es ja auch zu erwarten ist, da seine Funktion Schmiegsamkeit erfordert. Die Form des Warzensackes, die man am besten im ausgestülpten Zustande erkennt, ist die eines Zylinders oder am Ende abgestumpften Kegels.

Die Grössenverhältnisse von Wall und Sack sind bei den verschiedenen Arten nicht dieselben, wohl aber für die einzelnen Ver-

treter einer Art ziemlich konstant. Ich mache im folgenden einige Angaben, bezogen auf den dorsoventralen Durchmesser des Tieres. Bei Lymantria monacha ist die Höhe des Walles etwa gleich $^1/_7$ des dorsoventralen Durchmessers; die Tiefe des Sackes beträgt wenig mehr als die Hälfte der Wallhöhe. Der Grund des Warzensacks liegt also im Ruhezustand innerhalb des Warzenwalls. Dies ist nur noch der Fall bei der Lymantria monacha sehr nahestehenden Lymantria dispar. Der Sack ist hier etwa ebenso tief, wie der Wall hoch ist ($=^1/_{10}$ des Durchmessers). Bei Orgyia antiqua beträgt die Tiefe des Warzensacks noch etwas mehr als die Höhe des Walls ($=^1/_9$ des Durchmessers). Der Grund des Sackes liegt also im Ruhezustand eben ausserhalb des Wallhohlraums in der Leibeshöhle. Noch tiefer in diese kann er jedoch nicht herabrücken, da das dorsal angeheftete Herz ihm den Weg versperrt. Trotzdem kann seine Tiefe noch eine beträchtlich grössere werden, z. B. bei Hypogymna und Stilpnotia $2^1/_2$—3 mal so tief als der Wall hoch ist ($=^1/_{16}$ des Durchmessers), bei Euproctis chrysorrhoea und Porthesia similis 3—$3^1/_2$ mal so tief als der Wall hoch ist ($=^1/_{11}$ resp. $^1/_{18}$ des Durchmessers). Bei allen diesen Arten muss sich der Sack also in Falten legen, um innerhalb des Walles Platz zu finden.

Auch was den Ausstülpungsakt betrifft, finden sich Unterschiede bei den beiden oben aufgestellten Typen. Während Euproctis, Porthesia, Lymantria und Orgyia ihre Warzen leicht und gern ausstülpen, ist dies bei Hypogymna und Stilpnotia durchaus nicht immer der Fall. Manche Tiere können hier überhaupt nicht dazu gebracht werden, auch durch die stärksten Reize nicht. Andere wieder stülpen sie nur etwa zur Hälfte aus und nicht weiter; kurz, es macht den Eindruck, als ob bei diesen Arten der Mechanismus des Organs nicht recht in Ordnung sei.

Tiere, welche eben gehäutet haben, stülpen die Warzen spontan aus; und zwar erfolgt dann Ausstülpen und Einziehen in raschem Wechsel oft hintereinander. Es geschieht dies wohl, um dem gleich nach der Häutung noch weichen Chitin des Sackes, während es allmählich fest wird, seine Schmiegsamkeit zu erhalten. Sonst erfolgen die Ausstülpungen nur auf Reize — ich wandte nur mechanische Reize an —, gleichgültig, ob diese auf die Dorsalseite oder auf die Ventralseite ausgeübt werden. Am erfolgreichsten sind die Reize, die den Kopf oder die ersten Körpersegmente treffen. Die Ausstülpung geschieht dann fast augenblicklich; oft ist sie von einem Schlagen des Hinterendes nach der gereizten Stelle hin begleitet. Reizt man die Warze selbst oder den Rücken des zugehörigen Segments, so wird sie so tief wie nur möglich eingezogen, augenscheinlich, um die gefährdete Stelle möglichst aus dem Bereiche des Reizes zu bringen.

Was die Physiologie des Ausstülpungsaktes anlangt, so ist es klar, dass dieser direkt oder indirekt durch Muskelkontraktion zu

Stande kommen muss. Die dorsale Muskulatur besteht, wie die makroskopische Präparation zeigt, aus 3 Gruppen von Muskeln, abgesehen von den Strängen, die quer durch die Leibeshöhle von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehen und die Hauptmasse der dorsalen Muskulatur ausmachen. Die vorderste Gruppe wird bei Stilpnotia von einem Paar, bei den übrigen von zwei Paaren von Muskeln gebildet. Sie entspringen dicht nebeneinander zu beiden Seiten der sagittalen Mittellinie, gleich hinter der vorderen Segmentgrenze und verlaufen symmetrisch gelagert schräg nach aussen zur hinteren oberen Segmentgrenze. Die zweite Gruppe besteht bei Euproctis und Porthesia aus 2 Paaren, bei allen übrigen aus einem Paar von Muskeln. Sie setzen an am hinteren Rande des Sackgrundes und ziehen ungefähr parallel denen der ersten Gruppe zur hinteren Segmentgrenze. Die hinterste Gruppe, die bei Orgyia von einem Paar, bei den andern Vertretern von zwei Muskelpaaren gebildet wird, entspringt etwa in gleicher Höhe wie die Muskeln der zweiten Gruppe jederseits von der sagittalen Mediane auf der Grenze von Warzenwall und Dorsalhaut. Von dort laufen die Muskeln symmetrisch schräg nach innen und heften sich an der hinteren Segmentgrenze in einem gemeinsamen Punkte an.

Die Funktion der Muskeln der zweiten Gruppe ist klar. Sie dienen als Retraktoren des ausgestülpten Sackes. Die beiden anderen Gruppen nun kommen meiner Ansicht nach als „Expulsatoren“ in Betracht. Die Ausstülpung der Warze beruht, wie dies auch Schnitte durch das ausgestülpte Organ zeigen, auf dem Einpressen von Coelomflüssigkeit in den inneren Hohlraum der Warze. Nach dem anatomischen Befunde zu schliessen können als treibende Kräfte für dies Einpressen nur in Betracht kommen die ganze von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehende dorsale Muskulatur oder die erste und die dritte Gruppe von Muskeln. Eine Kontraktion der gesamten Dorsalmuskulatur müsste sich äusserlich zu erkennen geben in einer Kontraktion des betreffenden Segments in der Längsrichtung des Tieres. Man kann nun bei schwachen Reizen oft beobachten, dass die Warze ausgestülpt wird, ohne dass auch nur die leiseste Spur einer solchen Kontraktion zu bemerken wäre. Es muss also für die Ausstülpung auch schon die Kontraktion einer der beiden oder beider obenerwähnter Gruppen genügen. Ich möchte besonders die Muskeln der dritten Gruppe hierfür verantwortlich machen; ich habe nämlich zuweilen unter der Lupe ein leichtes Vibrieren der Hautstellen gesehen, an denen diese Muskeln ansetzen, und dieser Vibration entsprechend ein kaum merkliches Auf- und Niederzucken der Oberfläche der ganz oder teilweise ausgestülpten Warze.

Die Ansatzstellen der Retraktoren sind an der völlig ausgestülpten Warze erkennbar als zwei kleine dunkle Punkte am hinteren Rande der oberen Kegelfläche. Bei manchen Arten finden

sich aber ausserdem noch zwei solcher Punkte am Vorderrande dieser Fläche. Unter der Lupe erkennt man, dass es sich um zwei winzige Vertiefungen der Oberfläche handelt. Die makroskopische Präparation zeigt, dass diese beiden vorderen Flecke den Ansatzstellen zweier grosser weisslichgrauer Massen entsprechen, die rechts und links neben dem median verlaufenden Herzen liegen. Bei erwachsenen Raupen von Chrysorrhoea ist jeder dieser Klumpen etwa 2 mm lang. Wie im nächsten Kapitel näher ausgeführt werden wird, besteht jeder Klumpen aus 3 Zellen: einer grossen, welche bei weitem die Hanptmasse des Klumpens bildet, und zwei bedeutend kleineren, die einen kurzen halsartigen Teil bilden, mittels dessen die grosse Zelle am Epithel des Sackes anhangt. Bei Hypogymna setzen sich die beiden Zellmassen unmittelbar am Grunde des Warzensackes an. Bei allen andern stehen sie erst mittelbar mit ihm in Verbindung. Und zwar finden sich vier verschiedene Arten des Ansatzes. Bei Lymantria schickt der Sackgrund an seinem vorderen Rande eine flache Falte von nur geringer Lumenweite in das Körperinnere hinein, die im ausgestülpten Zustande von der Oberfläche des Warzenkegels in den inneren Hohlraum der Warze frei herabhängt. An den seitlichen Zipfeln dieser „Tasche“ sitzen die beiden Zellmassen. Die Tasche ist bei Lymantria monacha etwa halb so tief wie der Warzensack; bei Lymantria dispar ist sie etwas flacher. Bei Orgyia tritt eine weitere Komplikation hinzu, insofern als die beiden Zipfel der Tasche sich zu zwei „Gängen“ ausgezogen haben, an deren Ende erst die Riesenzellen ansetzen. Die Tasche ist hier annähernd ebenso tief wie der Warzensack, die Gänge nur wenig kürzer. Bei Euproctis und Porthesia finden wir gleichfalls eine Tasche und zwei Gänge ausgebildet. Aber die beiden Gänge münden hier nicht in die seitlichen Zipfel der Tasche, sondern in die Mitte des Taschengrundes, nachdem sie kurz vorher zu einem einzigen Gange verschmolzen sind. Die Tiefe der Tasche ist bei Euproctis chrysorrhoea fast gleich der Sacktiefe, bei Porthesia similis etwa halb so gross. Die Gänge sind bei Similis etwas länger, bei Chrysorrhoea etwas kürzer als die Tasche. Bei Stilpnotia endlich fehlt die Tasche, nnd die Gänge, deren Länge hier nur etwa dem sechsten Teil der Sacktiefe entspricht, setzen direkt am Sackgrunde an.

Fragen wir nun, welche Bedeutung die Taschen und Gänge haben, so ist diese wohl in folgendem zu sehen. Wenn der Warzensack ausgestülpt wird, so werden die direkt mit ihm verbundenen Teile aus ihrer Ruhelage in die Höhe gehoben und gelangen in den Warzenhohlraum. Bedenkt man nun, dass z. B. bei ausgewachsenen Raupen von Chrysorrhoea jede der beiden Zellmassen eine Scheibe von etwa 2 mm Durchmesser und fast 1 mm Dicke darstellt, während andererseits der Warzenhohlraum nur einen lichten Durchmesser von kaum 2 mm hat, so erkennt man sogleich, dass die Riesenzellen sowohl durch ihr Gewicht als auch durch ihr Volumen die

Ausstülpung stark behindern würden, wenn sie jedesmal mit in den Hohlraum der Warze gepresst werden müssten. Dies aber wäre der Fall, wenn sie direkt mit dem Warzensack verbunden wären. Schieben sich dagegen zwischen Sackgrund und Zellenmassen Partieen ein, die nicht mit ausgestülpt werden und einen so geringen Raum einnehmen, wie dies bei den Taschen und Gängen der Fall ist, so werden diese Zwischenstücke bei der Ausstülpung nur gespannt, und die ihnen unten ansitzenden Zellmassen behalten ruhig ihre Lage in der Leibeshöhle bei. Die Ausstülpung kann also leicht und ohne grosse Hindernisse vor sich gehen.

Für diese Ansicht von der Bedeutung der Gänge spricht auch der biologische Befund. Bei Hypogymna und Stilpnotia, bei denen keine oder nur kurze Zwischenpartieen entwickelt sind, funktioniert der Warzenapparat bei weitem nicht so gut wie bei Euproctis oder Orgyia, bei denen die Länge der Zwischenpartieen, wie dies aus den eben gemachten Zahlenangaben erhellt, der Tiefe des Warzensackes gleich kommt oder sie sogar übertrifft.

Bei Lymantria beträgt die Länge der Zwischenpartieen nur $^1/_4$ bis $^1/_2$ der Sacktiefe. Die Zellen werden hier also bei der Ausstülpung teilweise mit in den Warzenhohlraum hineingezogen. Trotzdem funktioniert auch bei ihnen das Organ sehr gut und exakt. Die Bedingungen hierfür werden im dritten Kapitel erörtert werden.

Wenn nun derartig komplizierte Einrichtungen, wie die Taschen und Gänge es sind, getroffen werden, nur um die Zellmassen in ihrer ganzen Grösse für das Organ zu erhalten, so müssen diese Zellen wohl eine ganz besondere Bedeutung haben. Dies ist auch in der Tat der Fall. Denn diese Zellen geben uns überhaupt erst die Berechtigung, von der Warze als von einem wirklichen Wehrorgan zu sprechen. Die Riesenzellen sondern nämlich eine gelblich durchsichtige an der Luft allmählich verdunstende Flüssigkeit ab, die blaues Lakmuspapier augenblicklich rötet, mithin eine ziemlich starke Säure enthalten muss. Die Flüssigkeit steht bei Lymantria und Orgyia ständig als glänzender Tropfen auf der Warze. Nur bei jungen Tieren und in den ersten Stunden nach der Häutung fehlt er. Bei Stilpnotia kann man die Ausscheidung zuweilen als feuchten glänzenden Belag auf der Warze erkennen. Bei Chrysorrhoea gelang mir der Nachweis nur einmal mit Hilfe von Lakmuspapier. Bei diesen letzteren Formen fehlt somit eine konstante Abscheidung gänzlich. Es gelingt auch nicht etwa, sie durch Reize hervorzurufen, ein Beweis dafür, dass die Sekretion hier nicht unter nervösem Einfluss stattfindet. Dass jedoch auch bei diesen letztgenannten Arten zu bestimmten Zeiten die Zellen sekretorisch tätig sind, dafür spricht das histologische Bild, wie dies im folgenden Kapitel erläutert werden soll.

III. Histologie und Cytologie der Warzenorgane.

Wie schon mehrfach bemerkt wurde, stellt die Warze, genetisch betrachtet, eine einfache Vorwölbung der dorsalen Haut dar, deren Oberfläche sich vergrösserte und ins Körperinnere eingesenkt wurde. Eine derartige Vergrösserung von Hautpartieen kann auf zweierlei Art geschehen. Entweder durch Vermehrung oder durch Vergrösserung der diese Partieen bildenden Zellen. Im vorliegenden Falle scheint vorzugsweise die zweite Möglichkeit verwirklicht zu sein, ohne dass dabei die erste ganz von der Hand zu weisen wäre. Im Warzenwall bewahren die Zellen noch ganz die Gestalt und Grösse der Hypodermiszellen der benachbarten Dorsalhaut. Sie sind ebenso reich an Pigment, so dass die Struktur des Plasmas und des nicht eben chromatinreichen bläschenförmigen Kerns oft nicht zu erkennen ist. Um ein Zahlenbeispiel zu geben, führe ich die Masse an, die ich mir für ein mittelgrosses Tier von Chrysorrhoea notiert habe:

Dorsoventraler Durchmesser des Tieres	1800 μ
Zellen des Wallepithels, cylindrisch	8 μ breit 16 μ hoch
Kern, oval, bläschenförmig	12 μ lang.

Im Warzensack dagegen sind die Zellen durchweg vergrössert; und zwar haben sie vor allem an Breite, nicht so sehr an Höhe zugenommen. Am Uebergang in das Epithel des Warzenwalls ist diese Vergrösserung eine nur geringe, wenn auch die Grenze zwischen beiden Epithelien meist scharf und deutlich zu erkennen ist. Die Zellen nehmen von dieser Grenze an allmählich zu, um im Grunde des Walles, respektive dort, wo noch besondere Gänge ausgebildet sind, in diesen ihre grösste Ausdehnung zu gewinnen. Bei dem eben erwähnten Exemplar von Chrysorrhoea notierte ich folgende Zahlenverhältnisse für die grössten Zellen der Gänge:

Höhe der Zelle	20 μ
Breite der Zelle	37 μ
Kern, grösster Durchmesser,	25 μ.

Das Pigment liegt hier in den Zellen bei weitem nicht mehr so dicht wie im Wallepithel. Es macht den Eindruck, als ob die Masse des Pigments dieselbe geblieben sei und sich nur auf einen grösseren Raum verteilt habe. Infolgedessen ist die Kern- und Plasmastruktur deutlicher zu erkennen. Das Plasma hat bei schwachen und mittleren Vergrösserungen ein feinkörniges Aussehen.

Mit starken Systemen erkennt man, dass es aus einem sehr feinen Maschenwerk von Fäden besteht, wie dies weiter unten für das Plasma der drei Riesenzellen näher beschrieben werden wird. Der Kern ist unregelmässig klumpig und reich an Chromatin; seine Struktur ist dieselbe wie in den Kernen der Riesenzellen (siehe weiter unten). Bei Lymantria ist die Vergrösserung der Zellen eine lange nicht so bedeutende wie bei den übrigen Arten, entsprechend der geringeren Vergrösserung, die die Warzenoberfläche hier erfahren hat.

Die Chitinschicht der dorsalen Haut ist mit kleinen dunkelgefärbten Chitindörnchen besetzt. Sie stehen so dicht, dass bei schwachen Vergrösserungen dieser Besatz als homogener schwarzer Rand erscheint. Die Länge der Dornen beträgt ca. 5 μ, nur bei Chrysorrhoea mehr (20 μ). Dieser Dornenbesatz setzt sich bei Stilpnotia, Lymantria und Ocneria in gleicher Stärke auch auf das Chitin des Walles fort. Doch sind die Dornen hier nicht dunkel gefärbt, sondern gelblich, um das unter dem Chitin in der Hypodermis lagernde rote Pigment durchscheinen zu lassen. Bei den übrigen Arten beschränkt sich der Dornenbesatz auf den Grund des Walles. Der übrige Teil ist nur mit der durchsichtigen Chitincuticula bedeckt. Sie ist hier schon etwas dünner als an der übrigen dorsalen Haut. Trotzdem übertrifft sie dieselbe, wie bereits im vorigen Kapitel gesagt wurde, an Festigkeit, was wohl nur durch die Annahme einer besonderen Molekularstruktur erklärt werden kann, da sich histologische Besonderheiten sonst nicht finden. Die Cuticula wird dann im Innern der Warze immer dünner. Am Grunde des Sackes respektive der Gänge vermochte ich ihre Dicke (sicher unter 1 μ) nicht mehr zu messen. Bei Lymantria finden sich auch auf der Cuticula des Sackes noch kleine Unebenheiten als letzte Reste des ursprünglichen Dornenbesatzes. Bei Euproctis und Orgyia hat sich hier ein sekundärer Besatz von Chitinstacheln ausgebildet, welche aber bedeutend schlanker und länger (20 μ) sind als die ersterwähnten. Auch stehen sie viel weiter von einander entfernt. Die Cuticula der Taschen und Gänge ist immer glatt, mit Ausnahme von Lymantria, bei denen sie ganz der Cuticula des Sackes entsprechend gebaut ist.

Von den drei Riesenzellen, die jederseits mit oder ohne Vermittlung von besonderen Epithelgängen dem Grunde des Warzensacks anhangen, kommt nach dem histologischen Bilde die grösste, welche am meisten nach innen zu liegt, allein als die sekretorisch tätige in Betracht. Ich will sie daher als „Drüsenzelle" bezeichnen. Die beiden anderen Zellen sind charakterisiert, die eine durch den Besitz eines intracellulären Lumens, die andere durch den Besitz eines intracellulären Kanals. Ich nenne diese letztere die „Kanalzelle", die erstere, da sie zwischen den beiden anderen Zellen liegt, die Schaltzelle. Die Gestalt der Drüsenzelle

ist bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene. Bei Stilpnotia Porthesia und Euproctis ist es eine rundliche, meist ovale Scheibe, deren Dicke etwa gleich der Hälfte des Scheibendurchmessers ist. Die Oberfläche ist meist nicht ganz glatt sondern hie und da ein wenig gefurcht. Bei Orgyia schneiden diese Furchen tief in die Zelle ein, so dass diese sehr stark gelappt erscheint. Die Lappen sind jedoch nicht von gleicher Grösse und Dicke und auch ganz unregelmässig verteilt. Bei Hypogymna ist die Zelle überall gleichmässig dünn und hat sich stark in die Länge und Breite ausgedehnt. Sie gewinnt dadurch ein eigentümliches blattartiges Aussehen. Eine besonders charakteristische Gestalt hat die Drüsenzelle bei Lymantria. Mann könnte sie am besten einem Stiefel vergleichen. Der Stiefelschaft befindet sich im Warzenhohlraum; der Fuss des Stiefels liegt in der Leibeshöhle. Bei älteren Raupen ist der Fuss meist beträchtlich vergrössert und stark gelappt. Diese eigentümliche Stiefelform ist wohl zu erklären durch dasselbe Prinzip, das ich oben (S. 10.) als massgebend angenommen habe für die Ausbildung der Taschen und Gänge. Die Höhe des Stiefelschaftes beträgt, wenn man die ihm oben ansitzenden beiden anderen Zellen noch dazu rechnet, etwa die Hälfte der Sacktiefe. Die Tiefe der Tasche, die sich zwischen Sackgrund und Zellen einschiebt, beträgt etwa ebensoviel. Bei der Ausstülpung wird also die Zellmasse nur gehoben etwa um die Höhe des Walles. Durch die schlanke Form des Schaftes wird ausserdem der Reibungswiderstand an der inneren Fläche des Warzenwalles erheblich verringert, wenn nicht ganz aufgehoben.

Die starke Lappung der Drüsenzellen von Orgyia und die blattähnliche Ausbildung bei Hypogymna sind wohl Mittel, um die Oberfläche zu vergrössern und so die Intensität des Stoffwechels der Zelle mit der umgebenden Cölomflüssigkeit zu steigern.

Die Hauptmasse der Drüsenzelle liegt im Ruhezustande bei allen Arten ausserhalb des Warzenhohlraums in der Leibeshöhle, und zwar in der vorderen Hälfte des betreffenden Segments. Am hinteren inneren Rande der Zelle sitzen nun die beiden anderen Zellen, die „Schalt"- und „Kanalzelle". Sie bilden zusammen eine einheitliche Masse von der Gestalt eines Cylinders oder Kegels. Bei Euproctis, Porthesia und Hypogymna verteilen sich die beiden Zellen derart auf die Gesamtmasse des Kegels, dass dessen unterer der Drüsenzelle ansitzender Teil nur von der Schaltzelle gebildet wird, die hier also die Gestalt einer kreisrunden Scheibe hat. Der obere Teil des Kegels, der im Zellverbande mit den benachbarten Hypodermiszellen steht, wird nur von der Kanalzelle gebildet. Bei Euproctis ist die Kanalzelle zuweilen in die Schaltzelle eingebettet, sodass diese sie ringsum mit einem Wall umgibt. Bei den übrigen Arten ist die Fläche, in der die beiden Zellen aneinandergrenzen nicht parallel zur Grundfläche

des Cylinders sondern mehr oder minder schräg zu dieser gerichtet, so dass einerseits die Schaltzelle weiter nach oben hinauf, die Kanalzelle mehr nach unten hinabreicht.

Das Volumen der Kanal- und Schaltzelle zusammengenommen ist erheblich kleiner als das der Drüsenzelle. Bei Chrysorrhoea, wo die einfachen geometrischen Verhältnisse wenigstens eine annähernde Schätzung erlauben, ist das Verhältnis etwa 1 : 40. Die Kanalzelle, die kleinste der drei Zellen, ist aber immerhin noch mehrmals so gross als die benachbarten Schwesterzellen der Hypodermis.

Der Kern der Drüsenzelle ist im grossen und ganzen ein getreues Abbild der äusseren Zellform. Nur bei den Arten, bei denen die Drüsenzelle eine einfache Scheibe darstellt (Euproctis, Porthesia, Stilpnotia), zeigt er nicht dieselbe Form. Er ist nicht massiv, sondern sehr stark verzweigt, sodass hierdurch eine gleichmässige Versorgung des Plasmas mit Kernsubstanz erzielt wird.

Der Kern der Schaltzelle umgibt immer ring- oder halbringförmig das hier entwickelte intracytäre Lumen. Doch ist ausserdem seine Form noch bedingt von der äusseren Gestalt der Zelle. Daher bildet er einen einfachen Ring nur bei den Arten, bei denen die Schaltzelle eine kreisrunde Scheibe darstellt, d. h. bei Euproctis, Porthesia und Hypogymna. Bei Stilpnotia ist er ein Halbring. Bei den übrigen Arten, bei denen die Schaltzelle etwa die Form eines Zylinders mit einer geraden unteren und einer schiefen oberen Schnittfläche besitzt, besteht der Kern aus einem der unteren Fläche parallel liegenden Halbring oder Vollring, der nach oben und zuweilen auch noch nach unten hin mehrere senkrechte Ausläufer treibt, die an irgend einer Stelle wieder seitlich miteinander verschmelzen können. Der Kern der Kanalzelle bildet bei Hypogymna und Orgyia gleichfalls einen den intracellulären Kanal umgebenden Halbring. Bei den übrigen Arten ist er ein einfacher rundlicher Klumpen, der jedoch nicht im Mittelpunkte, sondern in einem seitlichen Teile der Zelle gelegen ist, während die andere Partie der Zelle von der Masse des weiter unten besprochenen intracellulären Kanals durchsetzt wird..

Der feinere Bau des Zellkerns ist, soweit ich bei den von mir angewandten Färbungen sehen konnte, in allen drei Zellen der gleiche und unterscheidet sich auch nicht wesentlich von der Kernstruktur der grossen unmittelbar benachbarten Hypodermiszellen. Die Kerne sind sehr reich an Chromation, so dass die Struktur des Kerngerüstes nicht immer zu erkennen ist. Bisweilen, wenn grössere Teile der Chromatinbrocken, wahrscheinlich artificiell, entfernt sind, erkennt man ein Gerüstwerk von feinen rötlich gefärbten Fäden, denen die kleinen Chromatinkörnchen ansitzen. Die Anordnung dieser Fäden scheint bei den verschiedenen Arten nicht dieselbe zu sein. Bei Lymantria sah ich die Fäden schnurgerade von einer Wand des Kernes zur entgegengesetzten ziehen. Sie standen sehr

dicht und waren zum grossen Teil parallel gerichtet. Ganz anders sind sie im Drüsenzellenkern von Orgyia gelagert. Vielleicht steht das Gerüstwerk im Dienste der mechanischen Festigung des Kerns und ist an die verschiedenen Form- und Grössenverhältnisse der Kerne auch in verschiedener Weise angepasst. Mitten in der Hauptmasse des Kerns, nie in einem der seitlichen Aeste oder Auswüchse findet man fast stets einen grossen kugeligen Nucleolus, der sich färberisch ebenso verhält wie das Chromatin. Er färbt sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, hält aber den Farbstoff viel länger fest als das Chromatin. Dies letztere Verhalten schreibe ich jedoch mehr seiner Kompaktheit zu als einer besonders starken Verwandtschaft für den betreffenden Farbstoff. Als Durchschnittsmass habe ich für den Nukleolus der Drüsenzelle bei Stilpnotia gefunden eine Grösse von 10 μ. Die Nukleolen der Schalt- und Kanalzelle sind etwa halb so gross, während die Nukleolen, die man oft in den benachbarten grossen Hypodermiszellen antrifft, und die sich in morphologischer und färberischer Hinsicht ebenso verhalten wie die der Riesenzellen, noch kleiner sind (ca. 2 μ). Die Kernmembran ist nicht immer (z. B. bei Stilpnotia) deutlich zu erkennen. Dass sie aber dennoch vorhanden ist, zeigen besonders gut Schnitte, in denen sie in Aufsicht getroffen ist.

Das Plasma der Zellen nimmt bei gewöhnlicher van Giesonfärbung einen hellen orangefarbenen Ton an. Da diese helle Färbung die Struktur nicht deutlich genug hervortreten lässt, setzte ich der Farblösung mehr Säurefuchsin zu. Das Plasma färbt sich dann dunkler, rosa bis rot, und die Struktur tritt deutlicher hervor. Bei schwachen und mittleren Vergrösserungen erscheint es hyalin-feinkörnelig; bei Anwendung starker Systeme (Immersion) erkennt man, dass es aus einem dichten Netzwerk von zahllosen allseitig sich untereinander verknüpfenden Fäden besteht. Sie sind rötlich gefärbt wie die Fäden des achromatischen Kerngerüsts. Ihnen an- und eingelagert erscheinen zahlreiche dunklere Pünktchen. Ich vermag jedoch nicht zu entscheiden, ob diese dunklere Färbung auf einer wirklichen Aufnahme von Kernfarbstoff beruht, oder ob sie nicht viel mehr eine rein optische Erscheinung ist, hervorgerufen durch Verdickung der Fäden an den Knotenpunkten der Netzmaschen. Die unregelmässig polygonalen Maschen sind überaus klein. Ihre Anordnung ist eine durchaus unregelmässige. Nur in der äussersten peripheren Schicht der Zelle findet man sie (z. B. bei Lymantria) zuweilen etwas in die Länge gestreckt und radiär angeordnet, sodass dann die Randpartie der betreffenden Zelle schon bei mittleren Vergrösserungen als radiär fein gestrichelt erscheint. Umkleidet wird der Zellleib von einer dünnen Pellicula, die sich stark rot färbt. Sie fehlt nur den Teilen der Zellperipherie, die sich direkt mit Teilen der benachbarten Zelle verbinden, also an der Grenze von Schalt- und Drüsenzelle oder Schalt- und Kanalzelle. Die

Verbindung der drei Riesenzellen ist nämlich eine sehr innige, so dass man oft im Zweifel ist, welcher der drei Zellen die gerade eingestellte Zellpartie angehört.

Im Plasma der Drüsenzelle finden sich fast immer einige grosse leere Vakuolen von irregulär polygonaler Gestalt. Meist liegen sie in der Nähe des Kerns. Ob es sich um wirklich allseitig geschlossene Alveolen handelt oder um offene Maschen, das vermag ich nicht zu entscheiden. Vielfach sieht man grosse Partien des Plasmas, oft das ganze Plasma mit Ausnahme einer schmalen peripheren Zone völlig von solchen dicht neben- und übereinander liegenden Vakuolen durchsetzt, so dass von der ursprünglichen Struktur kaum noch etwas zu erkennen ist, und das Plasma schon bei schwachen Vergrösserungen nicht als hyalin-feinkörnelig, sondern schaumig gebaut erscheint. Eine so weitgehende Vakuolisierung des ganzen Plasmas findet man allerdings nicht bei allen Arten und nicht zu jeder Zeit. Bei Orgyia habe ich stets das Plasma der Drüsenzelle in diesem, wenn auch nicht immer gleich stark vakuolisierten Zustand gefunden. Bei Euproctis und Stilpnotia finden sich grössere Massen von Vakuolen nur während der Häutung und kurz nach derselben. Sonderbar ist es, dass man diese Vakuolen fast stets nur geleert zu Gesicht bekommt. Nur einmal, bei Orgyia, habe ich in einigen von ihnen einen rötlich gefärbten Inhalt von Tropfenform gefunden. Vermutlich entstehen die Vakuolen durch Zusammenfluss von mehreren der oben beschriebenen Maschen des Plasmanetzes.

An der Grenze von Drüsenzelle und Schaltzelle finden sich, meist um einen Ausläufer des Kerns gelagert, jederzeit einige grössere Vakuolen, die bisweilen auch zu einem gemeinsamen Hohlraum sich vereinen können, der direkt in das schon mehrfach erwähnte Lumen der Schaltzelle führt. Die einfachste Form zeigt das Lumen bei Orgyia antiqua. Es ist hier ein einfacher Hohlraum, der die Schaltzelle der Länge nach durchsetzt. Ganz unregelmässig springt es bald hier bald dort in das Zellplasma hinein ein wenig vor, so dass man es bei oberflächlicher Betrachtung für eine künstlich, durch Schrumpfung oder durch das Mikrotommesser, entstandene Lücke halten könnte. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Plasma, etwa durch eine besondere Limitans, fehlt durchaus. Ebenso primitiv ist das Lumen von Hypogymna morio gebaut.

Bei Euproctis und Porthesia gehen von dem zentralen Hohlraum, der die Schaltzelle in ihrer ganzen Dicke durchsetzt, seitlich tiefe Divertikel in das Plasma hinein, die jedoch an Ausdehnung dem zentralen Hohlraum selbst bedeutend nachstehen. Für gewöhnlich liegen die Ränder des Lumens und der Divertikel dicht aneinandergepresst, sodass man sie gerade noch als zarte dunkle Linien im Plasma angedeutet sieht. Ist das Lumen dagegen geweitet, so nimmt es einen ganz enormen Raum in der Zelle ein. Man erkennt

nun, dass von den Hauptdivertikeln wieder kleinere Ausbuchtungen ausgehen. Mitten durch den Hohlraum der Divertikel ziehen regellos Plasmafäden von Wand zu Wand. Der zentrale Hohlraum selbst bleibt von diesen Fäden frei. Eine cuticulare Auskleidung des Lumens findet sich hier ebensowenig wie bei Orgyia. Wenn hier und da eine solche verhanden zu sein scheint — auch auf Fig. 7 ist die Lumenwandung an vielen Stellen scharf konturiert dargestellt —, so wird dies Bild dadurch erzeugt, dass durch die im geweiteten Lumen herrschende Spannung die Wandung gedehnt ist, und die benachbarten Maschen des Filarplasmas sich in die Länge gezogen und ihre Fäden sich somit aneinandergelegt haben, sodass diese Stellen natürlich als schärfer konturierte Linien hervortreten müssen.

Ueber den Bau des Lumens bei Lymantria konnte ich lange Zeit nicht ins Klare kommen. Ich erhielt hier zuerst nur Schnitte, auf denen das Lumen wie ein sehr dünner weisser Spalt aussieht, der die Schaltzelle in ihrer ganzen Länge durchsetzt. Oft sind die Spaltränder gegeneinander gepresst, so dass man ein eigentliches Lumen überhaupt nicht mehr erkennt, sondern statt dessen nur eine einzige feine dunkle Längslinie sieht. Sie ist auf beiden Seiten umgeben von einer heller als das übrige Plasma gefärbten Zone von überall gleichmässiger Breite (ca. 10 μ). Bei stärkeren Vergrösserungen sieht man, dass in dieser Zone das Plasma nicht netzförmig gebaut ist wie in den übrigen Teilen der Zelle, sondern dass zahlreiche Fäden, ohne sich seitlich miteinander zu verflechten, ungefähr parallel zu einander angeordnet die Zone ihrer Breite nach durchsetzen, senkrecht zum Spaltrande gerichtet. Da diese Fäden dicht nebeneinander stehen und nur hie und da der eine oder der andere sich besonders abhebt, so gelingt es sehr selten, einzelne in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen. Die Grenze der Zone gegen das übrige Plasma stellt sich dar als eine dunkle Linie. Es handelt sich jedoch nicht um eine besondere einheitliche Grenzmembran, wie sie etwa der Kern besitzt.

Später erhielt ich dann Bilder, auf denen das Lumen ein ganz anderes Aussehen hat. Der zentrale Spalt ist ausserordentlich erweitert (30 μ), die ihn umgebende Zone ist ebenso breit geblieben, hat aber ein etwas anderes Aussehen gewonnen. Die einzelnen Fäden sind in ihrem ganzen Verlauf leicht zu verfolgen, da sie nicht mehr dicht gedrängt stehen, sondern weit aus einander gerückt sind. Man erkennt nun deutlich den Bau der Zone: Sie besteht aus dicht nebeneinander stehenden prismatischen Alveolen, die radiär um das Lumen angeordet sind. Auf Schnitten, die die Zone tangential treffen, sieht man die polygonalen Querschnitte der Alveolen regelmässig nebeneinander angeordnet, wie die Zellen in einer Bienenwabe. Die Alveolen sind gegen den zentralen Hohlraum hin offen. Wenn es bisweilen so aussieht, als ob eine einheitliche Membran, die sich quer getroffen als dunkele Linie darstellen

muss, die Zone von dem zentralen Hohlraum schiede, so lässt sich durch Drehen der Mikrometerschraube feststellen, dass dieses Bild nur vorgetäuscht wird durch die oberen in einer Ebene liegenden Ränder der Alveolen.

Den centralen Hohlraum findet man oft angefüllt mit einer stark rot gefärbten flockigen Masse, augenscheinlich dem Sekret der Drüsenzelle, das dieses Aussehen durch die Fixation erhalten hat. Die Flöckchen finden sich spärlicher auch innerhalb der Zone in den Alveolen. Oft wird beim Schneiden die zarte Zone ganz oder teilweise mit herausgerissen. Dass es sich in diesem Falle wirklich nur um ein Artefakt und nicht etwa um eine normale Abstossung der Zone handelt, erkennt man daran, dass die Hauptmasse des fixierten Sekretes nur denselben Platz einnimmt wie vorher und ringsum einen genau der Breite der Zone entsprechenden Saum freilässt.

Das eben beschriebene Bild, auf dem der Bau der Zone klar zu Tage tritt, ermöglicht das Verständnis des erstgeschilderten, auf dem sie aus parallel verlaufenden dicht aneinandergedrängten Fäden zu bestehen schien. Diese Fäden sind die im Längsschnitt getroffenen Wandungen der Alveolen, die hier, da das Lumen augenblicklich sekretleer ist, zusammengedrückt sind wie die Falten einer Ziehharmonika.

Dieselbe Differenzierung in zentralen Hohlraum und periphere Wabenzone weist das Lumen von Stilpnotia auf; es ist hier jedoch nicht als Längsspalt entwickelt, sondern kugelig, der rundlichen Gestalt der Schaltzelle entsprechend. Die Zone ist genau so gebaut wie bei Lymantria.

Die Bedeutung des Lumens ist offenbar die eines Reservoirs für das von der Drüsenzelle abgesonderte Sekret. Die grossen Divertikel bei Euproctis und Porthesia sind augenscheinlich Einrichtungen, um möglichst grosse Mengen des Sekretes zu fassen. Demselben Zweck dient wohl auch die periphere Wabenzone bei Lymantria und Stilpnotia. Eine weitere Bedeutung dürfte ihr vielleicht zukommen bei der Ausstossung des Sekretes, die meiner Ansicht nach durch eine Kontraktion der Schaltzelle zustande kommt. Die Zone wirkt hier möglicherweise wie ein Blasebalg, ganz analog den Falten eines Harmonikabalges.

Es stellt sich nun die Frage, wie die Füllung des Lumens physiologisch zustande kommt. Wird rein passiv unter dem Druck des nachdrängenden Sekrets das Lumen geweitet und zugleich gefüllt? Oder findet die Erweiterung des Lumens durch die spontane Tätigkeit der Schaltzelle statt? Ich möchte mich für letztere Ansicht aussprechen, auf Grund folgender Ueberlegung: Fände die Füllung rein passiv statt, so müsste zunächst der zentrale Hohlraum gefüllt werden; denn er allein kommuniziert ja direkt mit der Drüsenzelle. Danach erst könnte eine Füllung der Zone statthaben.

Demgegenüber habe ich jedoch Bilder erhalten, auf denen gerade umgekehrt die Wabenzone bereits geweitet erscheint, während der zentrale Hohlraum noch völlig kollabiert ist. Meiner Ansicht nach spricht diese Tatsache gegen die Annahme einer rein passiv bewirkten Füllung.

Die Kommunikation des Lumens mit der Aussenwelt wird hergestellt durch den der Kanalzelle angehörenden intracellulären Kanal. Dieser ist entweder kurz und zugleich relativ weit (ca. 10 μ), und durchsetzt die Zelle ohne starke Krümmung in gerader Richtung. Dies ist der Fall bei Orgyia und Euproctis. Bei den übrigen Formen ist er viel enger — etwa halb so weit — und zugleich beträchtlich länger. Seine Länge übertrifft den Durchmesser der Zelle um ein vielfaches (2—3 mal). Der Kanal muss also hier sich mehrfach in Windungen legen, um in der Zelle Platz zu finden. Seine Weite ist an allen Stellen die gleiche; nur an der distalen Mündung ist er trichterförmig erweitert. Er besitzt im Gegensatz zu dem Lumen der Schaltzelle immer eine cuticulare Auskleidung von Chitin. Sie geht ganz allmählich in die Chitincuticula des Warzensackes über, sodass man nicht festzustellen vermag, welche Teile sich nur von der Kanalzelle ableiten, und welche von den Hypodermiszellen des Warzensacks. An der proximalen Mündung des Kanals in das Lumen dagegen lässt sich feststellen, dass hier nur die Kanalzelle für die Bildung der Membran verantwortlich zu machen ist. Die obere Grenze des Lumens fällt nämlich nicht zusammen mit der Grenze von Schalt- und Kanalzelle, sondern zwischen beide Linien schiebt sich noch eine zur Schaltzelle gehörige Plasmapartie ein. Durch diese Partie muss also der Kanal hindurchtreten, um das Lumen zu erreichen. Es lässt sich nun, besonders gut an etwas geschrumpftem Material, erkennen, dass auf dieser Strecke der Kanal von einem feinen zur Kanalzelle gehörigen Plasmabelag umgeben ist. Die Kanalzelle senkt hier also einen röhrenförmigen Fortsatz in das Plasma der Schaltzelle ein. Die Kanalmembran ist also auch hier nur von der Kanalzelle aus gebildet worden, denn sie greift nicht über auf die Wandung des Lumens, sondern hört mit scharfer Grenze auf.

Weshalb der Kanal bei der einen Art lang und eng, bei der andern kurz und weit ist, dafür vermag ich keinen Grund anzugeben. Es ist wohl anzunehmen, dass im zweiten Falle eine schnellere Abfuhr des Sekretes erzielt wird. Warum diese aber für die eine Art notwendig wird, für die andere dagegen nicht, das ist nicht ersichtlich.

IV. Aehnliche Bildungen in den übrigen Segmenten.

Die ziemlich gleichartige Gliederung des Raupenleibes, an dem sich ja viele Besonderheiten in jedem Segment wiederholen, legte die Vermutung nahe, dass die eben beschriebenen Drüsenorgane gleichfalls nicht auf das 9. und 10. Segment beschränkt sein möchten. Schon die äussere Betrachtung macht dies wahrscheinlich.

So finden sich auf dem 4. und 5. Segment von Stilpnotia salicis je ein Paar schwärzlicher Zäpfchen. Man könnte ihre Gestalt vielleicht am besten vergleichen mit der einer zweizipfligen Narrenkappe. Sie sitzen genau an derselben Stelle der Dorsalhaut auf, wie im 9. und 10. Segment die Warzen. Die nähere Untersuchung zeigt, dass diese Gebilde auch histologisch und funktionell der Warze gleichwertig sind. Sie sind aber bedeutend höher als diese ($= {}^1/_4 — {}^1/_3$ des dorsoventralen Durchmessers des Tieres, während die Warzenhöhe nur ${}^1/_{16}$ desselben beträgt). Nur etwa die oberen ${}^2/_3$ der Zipfel sind frei; auf der Höhe des untersten Drittels sind beide miteinander verwachsen. Die Oberfläche jedes Zipfels ist nach innen eingesenkt, sodass zwei dem Warzensack homologe Säcke entstehen. Sie reichen hinab etwa bis zur Verwachsungsstelle beider Zipfel. Am Grunde jedes Sackes liegt wieder die grosse Zellmasse. Die Zahl und Lage der Muskeln ist die gleiche wie im 9. und 10. Segment; doch setzen die dort als Retraktoren wirkenden Muskeln der zweiten Gruppe nicht an am Grunde der beiden Säcke, sondern ein wenig weiter nach hinten an der Dorsalhaut ausserhalb des Gebildes. Es ist somit wohl eine Ausstülpung der Zipfelsäcke, nicht jedoch ein Wiedereinziehen derselben möglich. Es gelang mir nur einmal durch langdauerndes starkes Reizen ein Tier zur Ausstülpung zu bewegen. Die Säcke wurden dann in der Tat nicht wieder eingezogen, sondern blieben fortan ausgestülpt. Im Gegensatz zu dem für die Warzen mitgeteilten Befunde findet man hier häufig Sekrettropfen auf den Zipfelenden stehen. Sie zeigen gleichfalls saure Reaktion.

Die Hypodermiszellen sind wenig verändert. Im Grunde der Säcke sind sie etwas abgeflacht, aber nur wenig vergrössert. Der Kern ist bläschenförmig und nicht sehr reich an Chromatin, also genau so wie in den übrigen Zellen der dorsalen Hypodermis. Nur die Masse des Pigments ist eine weit geringere. Die Chitincuticula trägt, soweit sie die Aussenseite des Organs bekleidet, die gewöhn-

lichen dunkelgefärbten Chitindörnchen. Der chitinösen Auskleidung der Säcke fehlen dieselben, wohl aber sind noch die Stellen, an denen sie standen, als flache Erhebungen zu erkennen (genau wie im Warzensack von Lymantria).

Die Massenverhältnisse der drei Riesenzellen sind etwa dieselben wie im 9. und 10. Segment. Die Gestalt der Drüsenzelle ist jedoch nicht scheibenförmig, sondern sie ist in die Länge gezogen und vielfach gelappt. Besondere Einrichtungen, um die Ausstülpung zu erleichtern, wie dies in den Warzen der Fall ist, finden sich nicht. Die Schaltzelle ist etwas kleiner, ebenso natürlich ihr Kern und das Lumen. Dasselbe gilt für die Kanalzelle. Der Kanal ist gleichfalls enger (3,5 μ), doch ebenso lang.

Auch bei Lymantria finden sich auf dem 4.—7. Segment ähnliche Gebilde. Es sind paarige zu beiden Seiten der sagittalen Mittellinie gelegenen Zylinderchen, die rot gefärbt sind wie die Warzen. Ihre Lage entspricht jedoch nicht ganz der der Warzen. Sie liegen in der vorderen Hälfte des Segments, und zwar in den vorderen Segmenten weiter von einander entfernt als in den hinteren, sodass ihre Anordnung durch zwei nach hinten zu etwas konvergierende Linien dargestellt wird. Dies ist ihre Lage bei jugendlichen Raupen. Bei Aelteren liegen sie in allen Segmenten ziemlich gleich weit von einander entfernt; die Entfernung der beiden Hügelchen von einander beträgt bedeutend mehr als die Breite der Warze.

Jedes Zylinderchen ist nur etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ so hoch wie die Warze. Die Oberfläche ist wieder sackartig eingesenkt; der Sack ist etwa doppelt so tief als das Zylinderchen hoch ist. Seine Zellen sind etwas niedriger und dafür breiter, sonst jedoch ebenso gebaut wie überall in der dorsalen Hypodermis. Die Chitinschicht des Sackes ist dünner als die der äusseren Zylinderwand und mit Höckerchen besetzt, den Resten der Chitindörnchen. Am Grunde des Sackes mündet wieder der bekannte Zellapparat aus. Die Zellen sind durchweg verkleinert, die Drüsenzelle nur etwa so gross wie die Schaltzelle der Warze; Schalt- und Kanalzelle sind auf die Hälfte verkleinert. Das Lumen zeigt denselben Bau wie dort, nur im verkleinertem Massstabe. Der mehrfach gewundene Kanal ist gleichfalls nur halb so eng (2 μ).

Eine Ausstülpung der Organe habe ich nie beobachtet, wiewohl dieselbe an sich möglich ist, denn die Muskelgruppen sind dieselben und ebenso angeordnet wie in den Warzensegmenten. Die den dortigen Retraktoren entsprechenden Muskeln sind hier in doppelter Anzahl vorhanden (ein Paar jederseits). Sie können jedoch nicht als Retraktoren wirken, da sie nicht am Sackgrund, sondern ausserhalb desselben an der Rückenhaut ansetzen. — Wohl aber habe ich bei erwachsenen Tieren immer die Flüssigkeitsausscheidung als kleinen auf dem Zylinder stehenden Tropfen gefunden.

Im 8. Segment finden sich äusserlich keine homologen Gebilde. Die histologische Untersuchung zeigt aber, dass auch hier wenigstens der Zellapparat entwickelt ist. Die beiden Zellkomplexe liegen bei alten Tieren dicht nebeneinander in der sagittalen Mediane. Bei jungen Larven liegen sie noch weiter auseinander, doch dichter zusammen als die Drüsen im vorhergehenden Segment.

Schalt- und Kanalzelle zeigen dieselben Form- und Grössenverhältnisse wie im Segment 4—7. Die Drüsenzelle dagegen ist bedeutend verkleinert, etwa so gross wie die Kanalzelle. Ihr Kern ist relativ grösser als in den übrigen Segmenten, die Plasmamasse relativ geringer. — Der Kanal durchsetzt die Chitincuticula des Rückens, die dicht mit den üblichen schwarzen Dörnchen besetzt ist, in ihrer ganzen Breite.

Bei Orgyia finden sich am 4. bis 8. Segment gleichfalls die paarigen Zellkomplexe vor. Sie sind wie bei Lymantria angeordnet in zwei nach hinten konvergierenden Reihen. Im 4. Segment stehen sie am weitesten auseinander, im 8. Segment münden sie dicht nebeneinander. Innerhalb des einzelnen Segments liegen sie bedeutend mehr nach vorn, als dies bei Lymantria der Fall ist, nämlich dicht neben dem vorderen Ansatz der Muskeln der ersten Gruppe, und zwar im Segment 4—7 seitlich von diesen, im 8. Segment zwischen ihnen. Sie münden aus auf den Grund kleiner Säcke, die im 4. bis 7. Segment paarig, im 8. unpaar sind. Die paarigen Säcke sind etwa halb so tief wie der Warzensack des 9. oder 10. Segments Der unpaare Sack des 8. Segments bedeutend flacher. Die Chitincuticula der ersteren ist glatt und dünner als die Chitinschicht der benachbarten Rückenhaut; im 8. Segment dagegen ist sie genau so gebildet wie diese und trägt auch die üblichen Dörnchen. Die Zellen der Säcke weisen keine Besonderheiten auf. Auch der Zellapparat ist im Segment 4—7 etwas anders entwickelt als im 8. Segment. Die Zellen sind durchgängig grösser. Die Drüsenzelle ist etwa so gross wie die Schaltzelle des Warzensegments. Die Schaltzelle ist zylindrisch und von geringer Grösse. Ihre Kern- und Lumenverhältnisse sind dieselben wie im Warzensegment. Die Kanalzelle ist gleichfalls kleiner, der Kanal eng (4 μ) und mehrfach geschlängelt (im Gegensatz zu dem der Warzensegmente). Im 8. Segment dagegen ist der ganze Zellapparat nur so gross wie die Schaltzelle in den vorhergehenden Segmenten, also ganz bedeutend kleiner. Die Drüsenzelle ist die kleinste der drei Zellen, die Schaltzelle die grösste. Der Kern der letzteren ist halbringförmig, das Lumen ebenso primitiv wie sonst bei Orgyia.

Auch bei Orgyia scheiden die Drüsen des 4.—7. Segments ständig Säure ab wie die Warzen. Die Mündungen der Säckchen liegen jedoch beim erwachsenen Tier versteckt unter Büscheln langer Haare, den sogenannten „Bürsten“ der Orgyia. Erst wenn man diese Haare entfernt, sieht man den ausgeschiedenen Tropfen.

Bei den übrigen Arten, bei Hypogymna, Stilpnotia, Porthesia und Euproctis, finden sich an den entsprechenden Segmenten — d. h. also bei Porthesia, Euproctis und Hypogymna am 4.—8., bei Stilpnotia am 6.—8. Segment — äusserlich keinerlei morphologische Besonderheiten. Auch ist nie eine Flüssigkeitsausscheidung äusserlich zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung jedoch zeigt, dass auch hier stets die paarigen Zellkomplexe entwickelt sind. Sie münden hier immer dicht nebeneinander genau in der Mitte der Dorsalfläche aus, also an den entsprechenden Stellen wie im 9. und 10. Segment. Auch die Muskeln zeigen dieselbe Anordnung wie dort.

Die Bauverhältnisse der Riesenzellen sind bei Euproctis und Stilpnotia in diesen Segmenten dieselben, wie sie für die Zellen des 8. Segments von Orgyia geschildert wurden. Die Schaltzelle ist immer die grösste der drei Zellen. Sie ist etwa 5—6 mal so gross als eine der umliegenden Hypodermiszellen. Die Drüsenzelle ist etwa halb so gross, ebenso die Kanalzelle. Der Kern der Schaltzelle umgibt halbringförmig das Lumen, das dieselbe primitive Ausbildung zeigt wie bei Orgyia. Der Kanal ist bei Stilpnotia gewunden und eng (3—4 μ), bei Euproctis kurz und weit (8 μ). Bei Hypogymna liegen die Verhältnisse, was die Schalt- und Kanalzelle angeht, ebenso wie bei Stilpnotia. Die Drüsenzelle dagegen ist bedeutend stärker entwickelt. Sie ist blattförmig wie in den Warzensegmenten, doch nur etwa halb so gross wie dort.

Auch an den übrigen Segmenten lassen sich durch die mikroskopische Untersuchung diese paarigen Drüsenorgane nachweisen. Sie sind im 11. und 12. Segment bei allen Arten vorhanden. In den ersten drei Segmenten dagegen sind sie nur bei Lymantria, Stilpnotia und Hypogymna entwickelt, während sie bei Porthesia, Euproctis und Orgyia hier fehlen. Die Lage der Drüsen weicht hier jedoch ab von der in den übrigen Segmenten. Im 11. und 12. Segment sind sie ganz an die Vorderseite des Segments gerückt und münden in die Intersegmentalfurche. Zugleich sind sie von der Mittellinie nach beiden Seiten weit auseinander gerückt. In den ersten drei Segmenten dagegen münden sie auf der Ventralseite, rechts und links neben der Basis der Thorakalfüsschen. Aeusserlich kann man an diesen Stellen keine Besonderheiten entdecken; auch eine Flüssigkeit habe ich hier nie bemerken können. Trotzdem zeigen die Drüsen hier durchaus nicht etwa eine nur geringe Ausbildung. Die Drüsenzelle ist zwar bei weitem nicht so gross wie in den Warzensegmenten, aber doch immerhin mehrmals grösser als die Drüsenzellen der übrigen Segmente. Allerdings kommen gerade in den ersten drei Segmenten häufig beträchtliche Grössenschwankungen vor. Bisweilen sind beide Drüsen in einem Segment derart reduziert, dass man sie kaum von den umliegenden Hypodermiszellen unterscheiden kann. In einem anderem Segment wieder ist nur die eine rückgebildet, die andere dagegen normal entwickelt. Die Form-

verhältnisse der Drüsenzelle sind dagegen ziemlich konstant. Die Zelle ist nie verästelt, sondern immer etwas massig, wie ein plumper Sack oder auch etwas abgeflacht und dann mehr blattförmig. Auch der Kern ist viel massiger und relativ stärker entwickelt als in den Warzensegmenten. Die übrigen beiden Zellen sind durchgängig etwas kleiner als in den Warzensegmenten. Ihre Lagerungsverhältnisse sind nicht konstant. Bald liegen sie hintereinander und haben dann scheibenförmige Gestalt, wie ich dies für die Warzensegmente von Euproctis als Regel beschrieben habe, bald liegen sie nebeneinander, wie dies in den Warzensegmenten von Lymantria der Fall ist. Der Kern der Schaltzelle ist meist ein einfacher Ring oder Halbring. Das von ihm eingeschlossene Lumen ist immer, auch bei Lymantria und Stilpnotia ein einfacher spaltartiger Hohlraum ohne Wabenzone, wie es für Orgyia beschrieben wurde. Der Kanal ist bei Lymantria vielfach gewunden und eng (2 μ); bei den übrigen ist er kurz und weit (5—8 μ).

V. Phylogenese der Warzenorgane.

Die segmentale Anordnung dieser paarigen Drüsen und ihre Sekretleere gleich nach der Häutung legten die Vermutung nahe, dass diese Organe identisch seien mit den von V e r s o n bei Bombyx mori entdeckten Häutungsdrüsen. Als ich dann die Litteratur über Häutungsdrüsen durchsah, fand ich, dass sie auch in den Hauptzügen ihres Baues mit jenen übereinstimmten, ja, ich sah sogar, dass bei einigen der von mir untersuchten Arten das eine oder das andere Paar dieser Drüsen schon gefunden und auch richtig als Häutungsdrüsen beschrieben worden war. Mit diesen Arbeiten werde ich mich im nächsten Kapitel auseinander zu setzen haben. Für die folgenden Betrachtungen genügt die Tatsache, dass es sich um Häutungsdrüsen handelt. Es soll nunmehr versucht werden, die mutmassliche phylogenetische Entwicklung der Warzenorgane festzustellen.

Die Warze stellt, wie schon mehrfach bemerkt, eine einfache Erhebung und Wiedereinsenkung der Dorsalhaut dar. Betrachtet man nun Schnittserien durch Segmente, an denen Warzen nicht entwickelt sind, so bekommt man häufig Bilder zu Gesicht, auf denen man an der Stelle, wo sich im 9. und 10. Segment die Warzen erheben, eine tiefe Einsenkung der Körperhaut ins Innere erkennt. Diese Einsenkung ist jederseits begrenzt von einer Hautfalte, die sich nach aussen hin vorstülpt, ein Bild, wie es die Warze auf dem Querschnitt darstellt, nur schematisiert. Diese Faltung kommt zustande durch die Wirkung der Muskeln, welche, durch das Fixationsmittel gereizt, sich ein wenig kontrahiert haben. Handelt es sich dabei etwa um das 6. oder 7. Segment von Stilpnotia, wie dies durch Abbildung 4 veranschaulicht wird, so liegen am Grunde der Einsenkung die beiden Drüsen. Solche Bilder geben den Schlüssel ab für die mutmassliche Entstehung der Warzen. Es war zunächst erforderlich die Anwesenheit der Muskeln der 2. und 3. Gruppe. Diese sind auch in der Tat bei den nicht mit Warzen versehenen Raupen der Ordnung — ich untersuchte Gastropacha neustria —, d. h. also bei den primären Formen, vorhanden. Die zweite Voraussetzung war, dass zugleich auch die Drüsen an dieser Stelle ausmündeten. Sind diese beiden Bedingungen erfüllt, dann k a n n in dem betreffendem Segment die Warze ausgebildet werden; dass sie jedoch unter allen Umständen rein mechanisch durch die Muskel-

wirkung entstehen muss, das ist damit durchaus nicht gesagt. Denn diese Muskelwirkung ist ja in allen Segmenten die gleiche; und doch ist die Ausbildung der Warzen auf das 9. und 10. Segment beschränkt. Ausserdem könnte durch die Muskelwirkung allein niemals eine kreisrunde Falte entstehen, wie sie der Warzenwall doch darstellt, sondern höchstens ein Gebilde von der Art, wie die paarigen Zäpfchen auf dem 4. und 5. Segment von Stilpnotia. Ihre spezifische Form kann der Warze also erst verliehen werden durch aktives Eingreifen des Organismus selbst. — Es erfolgt zunächst eine Vermehrung und Vergrösserung der die Einsenkung bildenden Zellen. Das Chitin des Walles wird besonders gefestigt, während das des Sackes dünner wird und auch den Dörnchenbesatz verliert, der nach Escherich's Ansicht die Festigkeit der Raupenhaut wesentlich bedingt. Zugleich vergrössern sich auch die Riesenzellen, und zwar besonders die Drüsenzelle, was ja natürlich ist, da sie allein das Sekret liefert, welches jetzt als Schutzmittel Verwendung findet. Die beiden anderen Zellen erfahren nur eine geringe Vergrösserung, ein Zeichen, dass ihre Bedeutung zurücktritt. In den noch nicht vergrösserten Drüsen (z. B. am 6.—8. Segment von Stilpnotia) ist die Schaltzelle die grösste der drei Zellen. Es ist dies wohl so zu erklären, dass die nur kleine Drüsenzelle schon einige Zeit vor der Häutung sezerniert, und dass dies Sekret in dem Lumen der Schaltzelle aufgespeichert wird. Das Lumen dient hier also noch recht eigentlich als Reservoir, während es in den Drüsen der Warzensegmente ja eigentlich überflüssig ist, da hier ständig Sekret gebraucht wird, eine Aufspeicherung desselben also nicht nötig ist. Die Enge des Kanals ist vielleicht in den unvergrösserten Drüsen ein Mittel, um das vorzeitige Abfliessen des Sekrets aus dem prallgefüllten Lumen zu verhindern. Dann erklärt sich das enge Kanallumen in den Warzensegmenten mancher Arten als Erbteil aus dieser früheren Periode. — Die gewaltige Masse der Drüsenzellen ist nun wieder ein Hindernis für die Ausstülpung; daher erfolgt die Ausbildung der Taschen und Gänge, wie dies bereits im ersten Kapitel auseinandergesetzt wurde. — Auch die als Retraktoren wirkenden Muskeln der 2. Gruppe erfahren eine kleine Veränderung. In den andern Altdominalsegmenten sind nämlich diese Muskeln in 2 Paaren vorhanden (nur bei Stilpnotia überall in 1 Paar). In den Warzensegmenten erfahren sie eine Reduktion auf ein Paar. Auch dies geschieht wohl im Hinblick auf die Erleichterung der Ausstülpung, da ja die Retraktoren bei der Ausstülpung mit in den Warzenhohlraum hineingezogen werden, und somit eine schlanke Form zweckmässiger für sie ist.

Es bleibt nun noch die Frage zu beantworten nach dem Entstehen der Färbung der Warzen, die ja bei vielen Arten eine auffallende ist. Es ist jedoch durchaus nicht nötig anzunehmen, das rote Pigment werde in den Hypodermiszellen nur zu dem Zweck

erzeugt, die Warzen möglichst hervortreten zu lassen. Bei Euproctis und Porthesia ziehen 2 rote Streifen in der Mittellinie des Rückens entlang. Bei Lymantria dispar ist in der Jugend auf jedem Segment eine eigentümliche rote Zeichnung vorhanden, in deren Mitte sich die ebenfalls roten Warzen, respektive auf den ersten Abdominalsegmenten die paarigen roten Cylinderchen erheben. Diese Zeichnung verschwindet später; aber in den Warzen und den Hügelchen bleibt das rote Pigment erhalten. Man könnte nur insofern auf ein aktives Eingreifen des Organimus schliessen, als gerade an diesen Organen die Färbung erhalten bleibt, selbst wenn sie in der Umgebung schwindet.

Es stellt sich nun eine weitere Frage: Warum entwickelten sich die Warzen gerade am 9. und 10. Segment? Bei Bombyx mori und Gastropacha, also bei nahen Verwandten, die jedoch primäre, unveränderte Formen darstellen, haben die Drüsen in allen Segmenten eine Lage (Abb. 5 u. 6), wie bei den Lipariden nur die Drüsen der beiden letzten Abdominalsegmente. Sie sind in 2

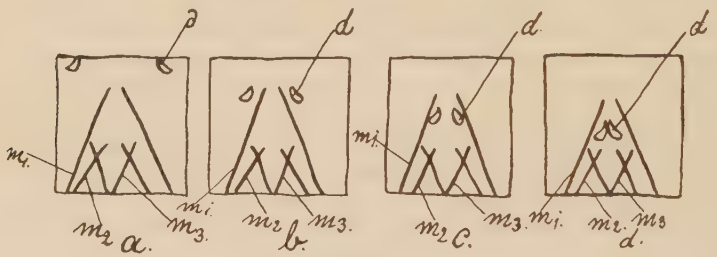

Abbildung 5.

Schemata der dorsalen innern Wand eines der ersten Abdominal-Segmente. a. von Gastropacha, b. von Orgyia, c. von Lymantria, d. von Euproctis, um die Lage der Drüsen zu veranschaulichen. d=Drüse. m_1, m_2, m_3=Muskeln.

parallelen Reihen angeordnet und münden am Vorderrand des Segments in die Intersegmentalfurche. Bei Orgyia und Lymantria dagegen (Abb. 5 u. 6) liegen die Drüsen der 7 ersten Abdominalsegmente nicht mehr in parallelen sondern in nach hinten konvergierenden Reihen angeordnet. Meine Ansicht ist nun die, dass bei den Lipariden die Drüsen dieser 7 ersten Abdominalsegmente nach hinten und der Mittellinie zu zu wandern begannen. Und zwar scheinen die Drüsen der hinteren Segmente mit dieser Wanderung begonnen zu haben oder schneller gewandert und somit eher zusammengetroffen zu sein. Daher waren in den hintersten dieser 7 Segmente zuerst die Bedingungen für die Entstehung der Warzen gegeben. Aus welchen Gründen diese Wanderung erfolgte, vermag ich nicht anzugeben. Vielleicht entstand sie im Zusammenhang

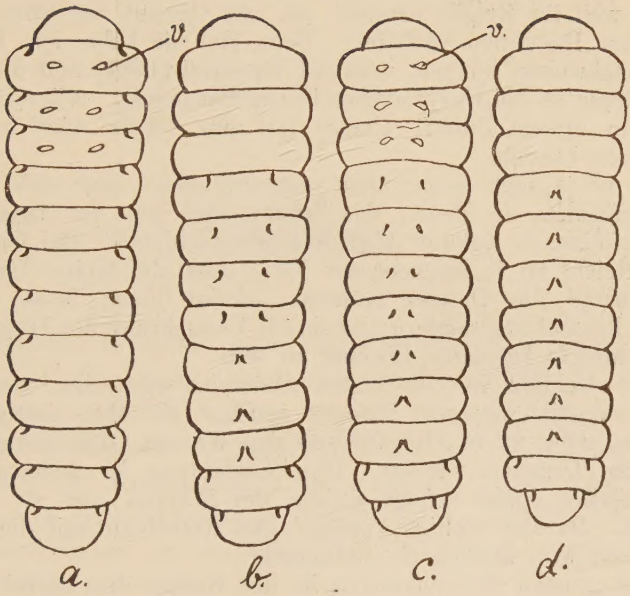

Abbildung 6.

Schemata, um die Anordnung der Drüsen zu zeigen.
a. Gastropacha, b. Orgyia, c. Lymantria (jung), d. Euproctis. v=ventrale Drüsen.

mit der morphologischen Differenzierung der Hautoberfläche bei den Lipariden. Denn hier finden sich grosse mit Haaren besetzte Buckel, die sogenannten Sternhaarwarzen, während die Oberfläche bei Bombyx und Gastropacha, den primären Formen, noch völlig glatt ist.

Bei Euproctis, Porthesia, Hypogymna und Stilpnotia hat nun die Wanderung auch in den ersten Abdominalsegmenten bereits ihr Ende erreicht: Die Drüsen liegen dicht nebeneinander in der Mitte des Rückens. Warum bilden sich nun nicht auch an diesen Segmenten Warzen aus? Sollten diese Tiere in der Tat eines weiteren Schutzes in Form von Warzen nicht bedürfen? Gerade diese Arten, wie z. B. Chrysorrhoea sind ja die gemeinsten unserer Raupen. Vögel sollen sie nicht gern oder überhaupt nicht fressen; und unter dem Material, das ich verarbeitete, habe ich keine mit Ichneumoniden- oder Tachineneiern belegten Exemplare gefunden. Dies alles spricht dafür, dass sie gut gegen tierische Feinde geschützt sind, und vermutlich verdanken sie diesen Schutz zum grossen Teil dem scharfen Sekret, das sie ausscheiden. Können doch selbst bei Menschen, die viel mit derartigen Raupen zu tun haben, leichte Haut-

entzündungen entstehen. Vielleicht sind aus demselben Grunde, nämlich weil ihr Zweck erreicht ist, die Organe bei Chrysorrhoea bereits der Reduktion verfallen. Denn fast nie habe ich hier das Sekret nachweisen können, während Passerini (1881) und die älteren Systematiker es bei Chrysorrhoea beobachtet haben. Allerdings kann es sich in diesem Punkte ebenso gut um lokale oder temporäre Variationen handeln.

Es ist ja auch ferner nicht ausgeschlossen, dass sich auch an den Segmenten, in denen das Zusammenrücken der Drüsen erst später erfolgte, in Zukunft noch Warzen ausbilden. Bei Orgyia ist dies vielleicht im 8. Segment der Fall; denn die kleine Tasche, an deren Grund die Drüsen münden, scheint keine bloss vorübergehende Einsenkung sondern eine durch Vermehrung der Hypodermiszellen bedingte konstante Bildung zu sein.

Die Gebilde in den ersten Abdominalsegmenten von Orgyia und Lymantria dagegen können, solange sie ihre jetzige Lage bewahren, nicht zu funktionsfähigen den Warzen völlig analogen und homologen Organen werden. Ihre Ausbildung ist augenscheinlich phylogenetisch später erfolgt als die der Warzen und zu gleichen Zwecken. Da aber völlige Analogie und Homologie mit diesen ausgeschlossen war, blieben sie rudimentär.

Die grossen Schwankungen in der Grösse der Thorakaldrüsen sind vielleicht folgendermassen zu erklären: Verson beschreibt für Bombyx mori 2 Paar Häutungsdrüsen in jedem Thoraxsegment 2 dorsale und 2 ventrale. Bei den Lipariden sind nur die ventralen erhalten, und bisweilen fehlen auch sie sogar (Orgyia, Euproctis). Wahrscheinlich sind die Verhältnisse bei den Lipariden infolge der ganz gewaltigen Ueberproduktion von Sekret in den Warzensegmenten derart verändert, dass in den übrigen Segmenten die Häutungsdrüsen ruhig eine Reduktion erfahren oder ganz verkümmern können, ohne dass der Häutungsprozess deswegen weniger glatt von Statten geht.

Lebenslauf.

Verfasser der Arbeit, Paul Erich Berthold Klatt, evangelischer Konfession, wurde am 4. April 1885 zu Berlin geboren, als Sohn des Oberlehrers Berthold Klatt und dessen Frau Auguste, geb. Poreschak. Er besuchte das Sophiengymnasium zu Berlin und erhielt Ostern 1904 das Reifezeugnis. Am 12. April 1904 wurde er an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikuliert, um Naturwissenschaften zu studieren. Die Promotionsprüfung bestand er am 27. Februar 1908.

Er besuchte die Vorlesungen und Kurse folgender Herren Dozenten:

Ascherson, v. Bortkiewicz, Branca, Brauer, Buchner, Deegener, Dessoir, Hertwig, Heymons, Holtermann, Jahn †, Kopsch, Landolt, Lasson, v. Luschan, Paulsen, Penck, Roethe, F. E. Schulze, Schwendener, Virchow, Waldeyer, Warburg, Weinstein, Wölfflin.